香樟叶肉含晶细胞季节变化研究

尤　扬[1,2*]，　赵明华[3]，　张晓云[1,2]　，王保全[1,2]，郎冬梅[1,2]，徐　钧[1,2]，齐玉杰[1]，尚潜[1]

（1. 河南科技学院 园艺园林学院，河南　新乡　453003；2. 河南省特色园艺植物开发利用工程技术研究中心，河南　新乡　453003；3. 新乡市林业工作站，河南　新乡　453000）

摘　要:为探讨香樟（*Cinnamomum camphora*）叶肉细胞中含晶细胞超微结构的季节变化，阐明香樟叶肉中草酸钙晶体在春夏秋冬的变化规律，本研究以多年生香樟（*C. camphora*）叶片为试材，分别于春夏秋冬四个季节露地取样，制作超薄切片，用透射电子显微镜（TEM）观察叶肉含晶细胞超微结构的变化。结果表明：春季香樟叶肉中只有少数细胞有草酸钙晶体，数量较少，晶体结构多为柱状晶、方晶。夏季时叶肉细胞中随机分布于液泡的草酸钙晶体明显比春季的数量多、体积大、形态丰富，晶体多为柱状晶、方晶、针晶、簇晶。秋季香樟叶肉细胞草酸钙晶体和夏季的类似，数量较多，形态多样，以方晶和柱状晶针晶为主，伴有晶簇。冬季时香樟叶肉含晶细胞晶体形态为柱状晶、方晶、针晶，数量比夏季和秋季的数量略有减少。一年四季之中香樟叶肉细胞液泡中均有草酸钙晶体结构存在。

关键词:香樟，含晶细胞，草酸钙，超微结构

中图分类号：Q44.6　　　　　　　　　　**文献标识码**：A

Seasonal changes of crystal idioblast in mesophyll of *Cinnamomum camphora*

YOU Yang[1,2*], ZHAO Minghua[3], ZHANG Xiaoyun[1,2], WANG Baoquan[1,2], LANG Dongmei[1,2], XU Jun[1,2], QI Yujie[1], SHANG Qian[1]

(1. *School of Horticulture Landscape Architecture, Henan Institute of Science and Technology*, Xinxiang 453003,

---

基金项目：河南省科技计划项目（162102110155）；新乡市科技创新发展专项（CXGG16029）；河南省教育厅科学技术研究重点项目（13A180307）；河南科技学院高层次人才科研启动项目；河南科技学院大学生创业实践计划项目（2019CY026）[Supported by Science and Technology Program of Henan Province(162102110155); Science and Technology Innovation and Development Program of Xinxiang (CXGG16029)；the Key Project of Science and Technology Research of Henan Education Department (13A180307); Launch Research Projects for High-level Talents of Henan Institute of Science and Technology; Henan Institute of Science and Technology Student Entrepreneurship Practice Plan Project(2019CY026)]。

作者简介：尤扬(1973-)，男，河南罗山人，博士，副教授，硕士研究生导师，主要从事植物逆境生理及解剖结构研究，（E-mail）youyang1028@126.com。

*通信作者

Henan, China；2. *Henan Engineering Technology Research Center of characteristic horticultural plants Development and Utilization*, *Henan Institute of Science and Technology*, Xinxiang 453003, Henan, China；3. *Forestry Workstation of Xinxiang*, Xinxiang 453000, Henan, China)

Abstract: In order to explore the seasonal changes of the ultrastructure of crystal-containing cells in *Cinnamomum camphora*. Mesophyll cells and elucidate the changing law of calcium carbonate crystals in spring, summer, autumn and winter, *C. camphora* leaves were used as test materials in this study. Samples were taken from the open field in the four seasons and ultra-thin sections were made and the ultrastructural changes of mesophyll crystalline cells were observed with a transmission electron microscope (TEM). The results showed that only a few mesophyll cells had calcium carbonate crystals in spring and the number was relatively small, which were mainly in shape of columnar crystals and square crystals. Calcium carbonate crystals randomly distributed in the vacuoles of mesophyll cells in summer were obviously more in number, bigger in volume, and richer in morphology than those in spring. And the crystals are mostly columnar crystals, square crystals, needle crystals and cluster crystals. The calcium carbonate crystals of the *C. camphora* mesophyll cells in autumn were similar to those in summer, with a large number and various forms, mainly square and columnar needle crystals, accompanied by crystal clusters. The crystal form of *C. camphora* mesophyll crystal-containing cells in winter was columnar crystal, square crystal and needle crystal, and the number was slightly less than that in summer and autumn. The crystal structure of calcium carbonate existed in the vacuole of *C. camphora* mesophyll cells throughout the year.

Key words: *Cinnamomum camphora*, crystal idioblast, calcium oxalate, ultrastructure

在植物界超过215科的植物中都发现有草酸钙晶体,依据其形状特点可将草酸钙晶体分为柱晶、簇晶、针晶、方晶、砂晶5种常见类型(Prychid ＆ Rudall，1999；Lersten ＆ Horner，2006；严巧娣和苏培玺，2006）。草酸钙的生理作用，主要集中于解毒作用（Franceschi ＆ Nakata，2005）、钙调节（Hudgin et al.，2003）、支持作用（Borchert，1986）、离子平衡（Volk et al.，2002）、防御功能（Volk et al.，2002）等方面。

含晶细胞中的晶体主要成分中占绝大多数的是草酸钙(Finley，1999)。植物中沉积草酸钙晶体的现象是普遍存在的,所有晶体均来源于环境中的钙与生物体自身合成的草酸所形成(Nakata et al.，2003)。草酸钙晶体大小和形态的多样性、空间分布及分布优势等，促成了许多有关植物细胞液泡内晶体功能的假说。事实上，含晶细胞在植物许多组织中都有发现，大部分都聚集在特化的细胞及含晶细胞的液泡中（Nakata ＆ Mccoonn，2003)。植物液泡中含晶细胞的存在可能都在暗示着在某些方面具有重要的生理功能,而这些功能可能与外界环境的变化有着某些联系。

香樟（*Cinnamomum camphora*）为樟科（Lauraceae）樟属（*Cinnamomum*）常绿乔木，树体高大，可达50 m；叶卵状椭圆形，离基三出脉；圆锥花序；核果；花期5月， 果期9月至

11月（陈有民，2010）。香樟的研究多集中在北引抗寒生理方面，自然降温胁迫中5种樟树抗寒性强弱的顺序为猴樟>芳樟>本樟>尾叶樟>沉水樟（王宁等，2014）；用质量浓度为500 mg·L^{-1}的多效唑(PP$_{333}$)溶液喷布叶片，能明显提高香樟幼树的抗寒性（尤扬等，2009）。在盐胁迫方面，SNP的加入对酸铝胁迫下的香樟幼苗起到了一定的缓解作用，并且浓度在0.05～0.1 mmol·L^{-1}之间缓解作用最大（李茹等，2017）。在分子生物学方面，*CcCBFa*和*CcCBFb*均能被低温、干旱、盐以及ABA强烈诱导（李勇鹏等，2016）。在凋落物作用研究方面，香樟凋落叶分解初期可能释放了不利于土壤硝化过程的物质，造成土壤硝态氮匮乏(陈洪等，2016)。有关人工低温胁迫下香樟叶肉细胞中草酸钙结晶偶有报道(尤扬等，2018a, b)，而香樟不同季节叶肉细胞中含晶细胞的研究尚未见报道。香樟叶肉细胞中草酸钙结晶可能在植物抗逆性，尤其是抗低温胁迫方面有着某种重要的暗示作用。

古有“樟不过江”的说法，现如今，香樟的引种栽培已达到黄河南岸的郑州、三门峡等地，甚至北上到了黄河北岸的新乡。本研究以北引至黄河北岸的河南新乡多年生香樟为试验材料，在自然状况下，于不同季节分别取样叶片，用透射电子显微镜拍照研究其叶肉含晶细胞在一年之中不同季节的变化，以期在细胞学水平上阐明香樟叶肉含晶细胞中草酸钙的变化规律，为香樟的进一步北引及合理栽培奠定细胞学基础，也为香樟在北方栽培环境中季节变化对草酸钙结晶形态规律的影响提供一定理论依据。

1 材料和方法

1.1 仪器和药品

超净工作台、LEICA EM UC7 超薄切片机、HITACHI-HT7700 型透射电子显微镜；4%戊二醛(pH 为 7.0)、pH 为 7.0 的 0.1 mol·L^{-1} 的磷酸缓冲液(PBS)、1%四氧化锇固定液、梯度乙醇(50%、70%、80%、90%、95%、100%)、Epon812 树脂、醋酸双氧铀染色液、柠檬酸铅染色液等。

1.2 材料及处理方法

作为试验材料的香樟是从河南信阳引种到河南新乡的多年生截干苗木，干高 3~3.5 m，胸径 5~8 cm，作为行道树栽植于学校主干道两侧 3 年。栽植地土壤碱解氮含量 76.4 mg · kg^{-1}，速效磷含量 24.2 mg · kg^{-1}，速效钾含量 162.5 mg · kg^{-1}，有机质含量为 0.68%，土壤容重 2.17 g · cm^{-3}，土壤 pH 为 8.2~8.3。

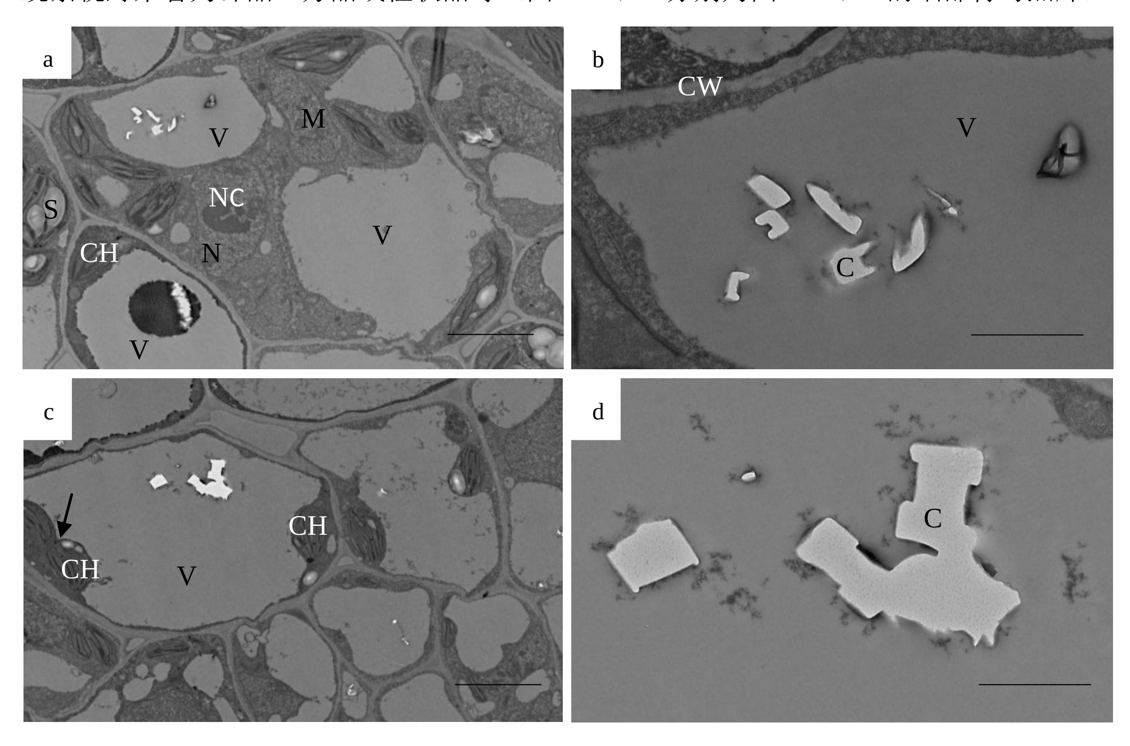
参照李和平(2009)和尤扬等（2018b）的方法(有改动)制备超薄切片。于 2019 年春季（3 月 20 日，15 ℃ (取样瞬时温度，下同)，当季平均温度为 12 ℃）夏季（6 月 20 日，29 ℃，

当季平均温度为 26.3 ℃）秋季（10 月 20 日，20 ℃，当季平均温度为 22.6 ℃）和 2020 年冬季（1 月 5 日，-6 ℃，当季平均温度为 9.3 ℃）的清晨 7:00 左右，随机选取三株香樟，每株香樟分别选三个正常的、当年生南向外围枝条，取样于枝条顶端向下数第三片或第四片功能叶中脉中部左右 0.5 cm 处，横切（春季取样为新生叶片，略红色），分别用 4%戊二醛进行前固定和 1%四氧化锇进行后固定。经磷酸缓冲液漂洗、脱水、环氧树脂 Epon812 渗透、包埋、聚合后，用 LEICA EMUC7 型超薄切片机钻石刀切片（厚度 50~70 nm），经柠檬酸铅-醋酸双氧铀双重染色，用 HITACHI-HT7700 型透射电子显微镜拍照，每个超薄切片样本拍照 15 个。

2 结果与分析

2.1 春季叶肉含晶细胞的超微结构

如图 1 所示，所切部位为叶肉海绵组织，春季香樟叶肉细胞的细胞壁与质膜清晰可见。细胞核为圆球形，核仁清晰位于细胞核的中央（图 1:a）。叶绿体沿细胞质膜内侧分布，基粒片层和基质片层清晰可辨，由于是春季刚萌发的新叶，可以看到叶绿体的缢缩增殖现象（图 1:c 箭头所示），观察视野中单个细胞叶绿体的数量为 2～10 个不等；叶绿体缢缩增殖的生理意义在于增加了叶绿体的数量，为更多光合产物的形成提供基础保证；部分叶绿体中含有少许淀粉粒（图 1:a, c）。线粒体呈圆球形毗邻于叶绿体。部分细胞的中央大液泡尚未形成（图 1：a），这表明细胞还未发育成熟；而部分细胞则已经发育成熟，液泡把细胞器挤向细胞的边缘（图 1：c）。有少许电子密度较低的草酸钙晶体零星随机散布于液泡之中，这些晶体从观察视野来看为针晶、方晶或柱状晶等（图 1：b，d 分别为图 1：a，c 的细部特写照片）。



a. 标尺=5.0 µm；**b**. 标尺=1.0 µm；**c**. 标尺=5.0 µm；**d**. 标尺=1.0 µm。**C**. 晶体；**CH**. 叶绿体；**V**. 液泡；**M**. 线粒体；**N**. 细胞核；**S**. 淀粉粒；**CW**. 细胞壁；**NC**. 核仁。

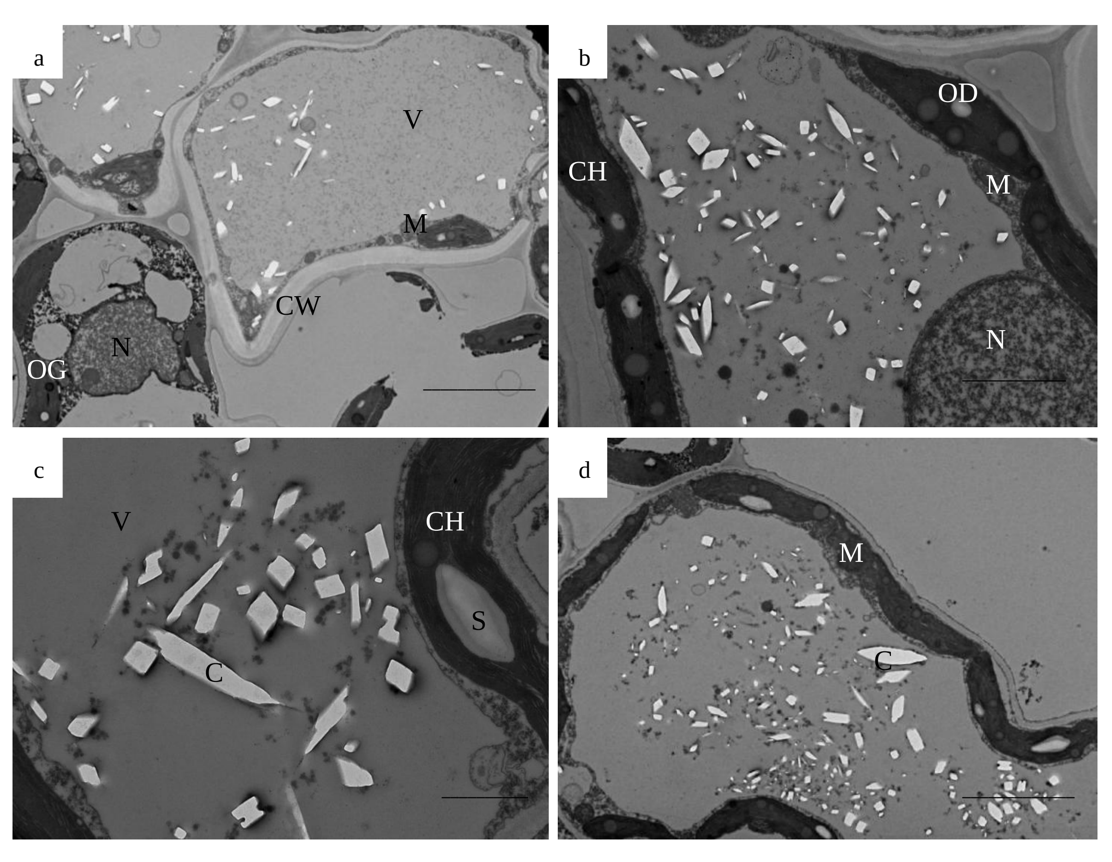
a. Scale bars=5.0 µm; **b**. Scale bars=1.0 µm; **c**. Scale bars=5.0 µm; **d**. Scale bars=1.0 µm. **C**. Crystal; **CH**. Chloroplast; **V**. Vacuole; **M**. Mitochondrion; **N**. Nucleus; **S**. Starch grain; **CW**. Cell wall.

图1 香樟春季海绵组织含晶细胞超微结构

Fig.1 Ultrastructure of crystal idioblast in spring sponge tissue of *Cinnamomum camphora*

2.2 香樟夏季叶肉含晶细胞的超微结构

夏季香樟含晶细胞的超微结构所切部位是海绵组织，细胞质均匀（图 2：a）。细胞核为圆球形，由于中央大液泡的挤压，故分布于细胞的边缘，核质均匀，核仁明显（图 2：a, b）。叶绿体呈“铁饼”状分布于细胞质膜内侧，电子密度较高，为黑色；叶绿体上有电子密度较低的白色淀粉颗粒及黑色的油滴（图 2：b，c）；观察视野中单个细胞中叶绿体的数量为 1～12 个。线粒体紧邻叶绿体沿细胞壁的内侧分布，呈长椭圆形（图 2：b）球形（图 2：d），内嵴明显。中央大液泡已经形成，表明细胞已经发育成熟，占据细胞空间较大。液泡中明显可见许多电子密度较低的白色草酸钙晶体结构：这些晶体结构数量多、形态不等、大小不一，且随机散布于液泡中，从观察结果来看多为柱状晶、方晶、针晶、簇晶。这些叶肉细胞的晶体数量远比春季叶肉细胞中晶体数量要多、形态要丰富。



a. 标尺=5.0 µm；**b**. 标尺=2.0 µm；**c**. 标尺=2.0 µm；**d**. 标尺=5.0 µm。**C**. 晶体；**CH**. 叶绿体；**V**. 液泡；**M**. 线粒体；**N**. 细胞核；**S**. 淀粉粒；**CW**. 细胞壁；**OG**. 嗜锇体。

a. Scale bars=5.0 µm; **b**. Scale bars=2.0 µm; **c**. Scale bars=2.0 µm; **d**. Scale bars=5.0 µm. **C**. Crystal; **CH**.

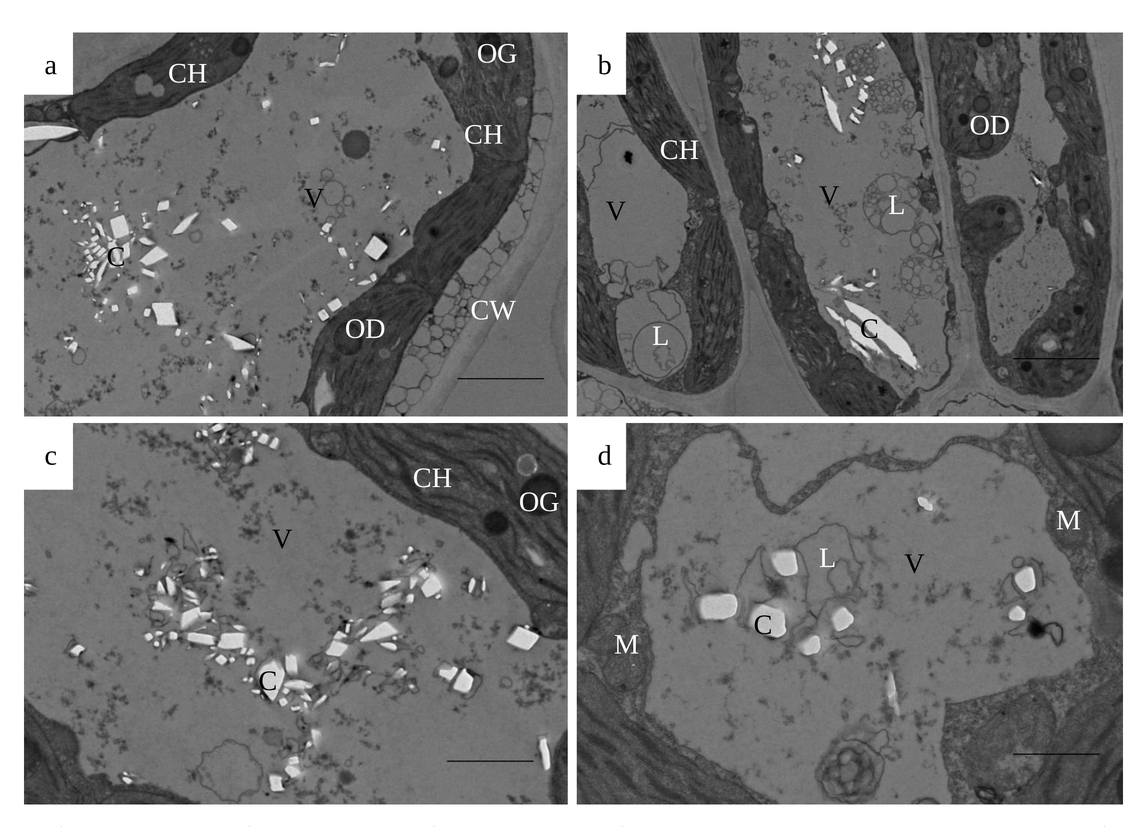
Chloroplast; **V**. Vacuole; **M**. Mitochondrion; **N**. Nucleus; **S**. Starch grain; **CW**. Cell wall; **OG**. Osmiophilic granule.

图2 香樟夏季叶肉海绵组织不同含晶细胞超微结构

Fig.2 Ultrastructure of crystal idioblast in summer sponge tissue of *Cinnamomum camphora*

2.3 秋季香樟叶肉含晶细胞的超微结构

如图 3 所见，所切部位为叶肉海绵组织（图 3：a，c，d）和栅栏组织（图 3：b）。秋季香樟叶肉的细胞壁结构完整，层次清晰（图 3：a，b）。叶绿体基本沿着细胞壁的内侧分布于细胞的边缘，其结构完整，基粒片层和基质片层清晰。部分叶绿体有肿胀甚至破损的现象，这可能是由于早秋的低温所致。部分叶绿体与细胞壁之间有类似“垫衬物”存在（这些“垫衬物”有什么生理意义还不甚明了，有待进一步研究）且电子密度较低（图 3：a），这种现象在春季和夏季叶肉细胞中均没有发现。叶绿体上有大量的球形油滴和电子密度较高的黑色嗜锇体（图 3：a，b，c）。线粒体圆球状数量较多，集中分布于叶绿体的附近（图 3：b，d）。这些随机散布于中央大液泡之中电子密度较低的白色草酸钙晶体尽管数量较夏季有了一定的减少，但也比春季的晶体数量要多。从图 3 中可以看到，这些晶体多数成团聚集在一起，也有部分随机分布于液泡之中。液泡中的细胞质较浓，有大量溶酶体分布（图 3：b，d）。



a. 标尺=2.0 μm；**b**. 标尺=5.0 μm；**c**. 标尺=2.0 μm；**d**. 标尺=1.0 μm。**C**. 晶体；**CH**. 叶绿体；**V**. 液泡；**M**. 线粒体； **CW**. 细胞壁；**OD**. 油滴；**OG**. 嗜锇体；**L**. 溶酶体。

a. Scale bars=2.0 μm; **b**. Scale bars=5.0 μm; **c**. Scale bars=2.0 μm; **d**. Scale bars=1.0 μm. **C**. Crystal; CH. Chloroplast; **V**. Vacuole; **M**. Mitochondrion; **CW**. Cell wall; **OD**. Oil droplet; **OG**. Osmiophilic granule; **L**.

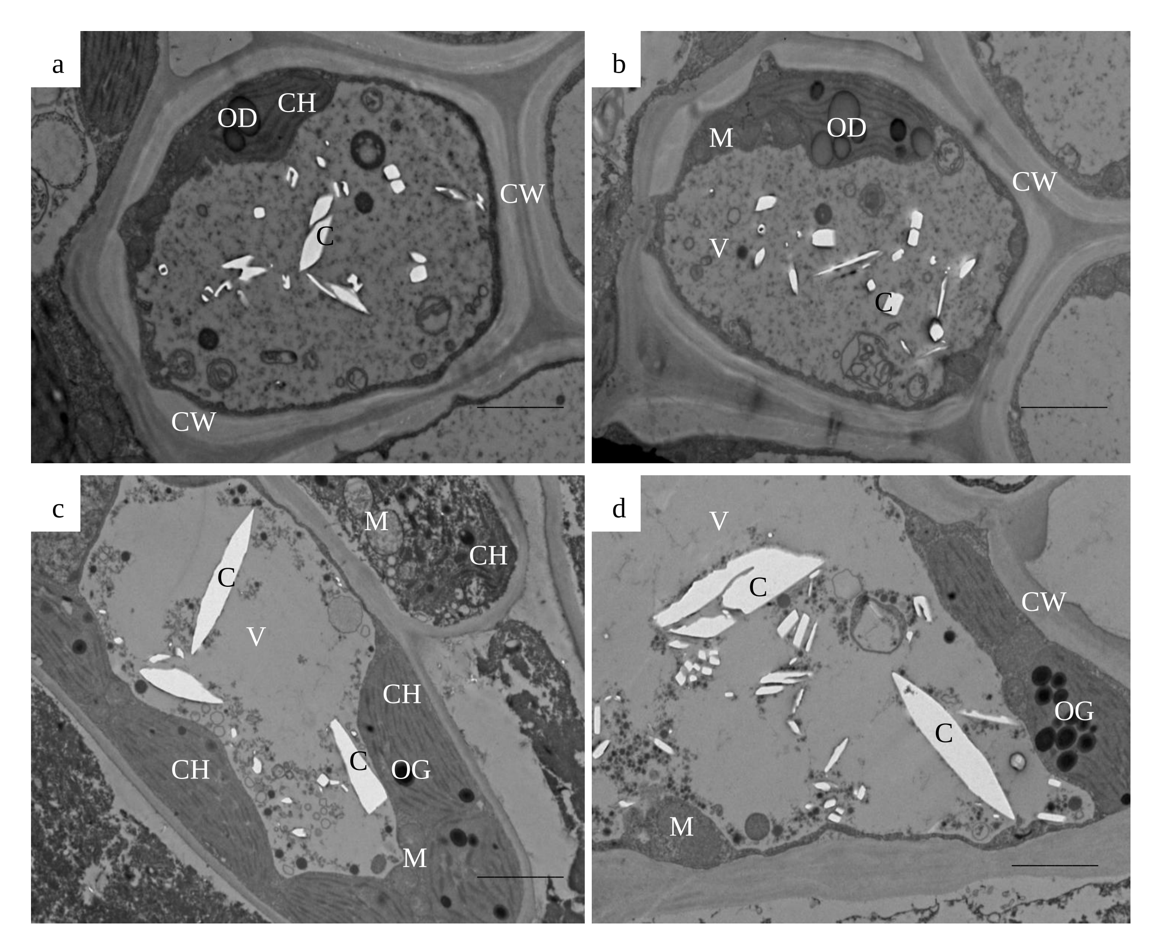
Lysosome.

图3 香樟秋季叶肉海绵组织不同含晶细胞超微结构

Fig.3 Ultrastructure of crystal idioblast in autumn sponge tissue of *Cinnamomum camphora*

2.4 冬季香樟叶肉含晶细胞的超微结构

如图 4 所示，所切部位是导管细胞（图 4：a，b）、栅栏组织（图 4：c）和海绵组织（图 4：d）细胞，冬季香樟叶肉细胞结构完整。导管细胞细胞壁的层次清晰可见胞间层、初生壁、次生壁（图 4：a，b）。由于导管分子的增厚不均匀，形成了纹孔（图 4：b），在细胞壁上还有胞间连丝（图 4：b）。部分叶绿体肿胀呈半球形，甚至有部分叶绿体崩溃解体（图 4：c）。导管中的叶绿体数量较少，而海绵组织和栅栏组织的数量较多，这可能是由于导管细胞是一个逐步成熟趋死的细胞，在成熟的导管形成之前，导管内的部分细胞器逐渐减少直至消失的缘故。电子密度较高的黑色嗜锇体和球形油滴大量聚集在叶绿体上（图 4：a–d）。圆球形的线粒体聚集在叶绿体的附近（图 4：b–d），其生理意义在于，冬季低温时，产能部位的线粒体和需能部位的叶绿体缩短了能量运输的距离，减少了能量的损耗和运输时间，从而有利于抵御外界的低温。导管细胞中线粒体的数量较少，而栅栏组织和海绵组织的线粒体数量较多，呈聚集状。导管细胞中细胞质较浓，液泡电子密度较高，呈浅黑色。中央液泡中随机分布有电子密度较低的白色草酸钙晶体，其形状多样，大小不等，多为针晶、方晶、柱状晶。



a. 标尺=2.0 μm；**b**. 标尺=2.0 μm；**c**. 标尺=5.0 μm；**d**. 标尺=2.0 μm。**C**. 晶体；**CH**. 叶绿体；**V**. 液泡；**M**. 线粒体； **CW**. 细胞壁；**OG**. 嗜锇体。

a. Scale bars=2.0 μm; **b**. Scale bars=2.0 μm; **c**. Scale bars=5.0 μm; **d**. Scale bars=2.0 μm. **C.** Crystal; **CH**. Chloroplast; **V**. Vacuole; **M**. Mitochondrion; **CW**. Cell wall; **OG**. Osmiophilic granule.

图4 香樟冬季叶肉含晶细胞超微结构

Fig.4 Ultrastructure of crystal idioblast in winter sponge tissue of *Cinnamomum camphora*

3 讨论与结论

本研究发现，一年四季之中香樟叶肉细胞液泡中均有草酸钙晶体结构，这些晶体多为柱状晶、方晶、针晶、晶簇。就春季香樟叶肉细胞的晶体而言，此时期的草酸钙晶体只有少数细胞有之，数量较少，晶体结构多为柱状晶、方晶。观察视野中只有少数细胞有草酸钙晶体结构，推测这可能是由于春季正处在香樟叶片发育的时期，叶绿体尚未发育成熟，部分叶绿体正在通过缢缩增殖；众多小液泡的彼此融合逐渐形成中央大液泡，而草酸钙晶体结构的形成尚需要一个过程。春季叶绿体的缢缩增殖增加了叶绿体的数量，为积累更多的光合产物提供了基础保障。从夏季香樟叶肉细胞草酸钙晶体结构和春季比较来看，夏季时叶肉细胞晶体明显比春季的数量上要多、体积上要大、形态上要丰富。这可能是由于夏季香樟叶片发育阶段完成（为功能叶），草酸钙晶体在液泡内的形成业已完成。秋季香樟叶肉细胞草酸钙晶体结构多为柱状晶、方晶、针晶和晶簇，和夏季的类似，比春季的数量较多、体积较大，而且多团聚在一起；而且秋季香樟叶肉细胞还发现在细胞壁和叶绿体之间有1～4层大小不等的“垫衬物”存在，这些“垫衬物”电子密度较小，呈白色，在其他季节中并未发现；“垫衬物”出现在秋季又有什么样的生理意义，还不很清楚，推测：这可能是由于秋季气温逐步降低，细胞壁内侧出现的这些“垫衬物”对抵御外界的低温胁迫保护细胞内部细胞器多了一层保护“装置”。冬季时香樟叶肉含晶细胞中细胞质较浓；部分叶绿体有肿胀崩溃现象，叶绿体上富集了电子密度较高呈黑色的油滴和嗜锇体；线粒体毗邻叶绿体呈球形，数量较多形态变化不明显；晶体形态为柱状晶、方晶、针晶，数量比夏季和秋季的数量略有减少。晶体数量的减少可能是冬季低温条件下，与草酸钙晶体的分解有一定关联。草酸钙晶体分解的生理意义在于提高了香樟叶肉细胞的渗透势，这对于降低细胞内溶液的冰点有益，进而有利于香樟叶片抵御外界的低温伤害。草酸钙晶体不仅对香樟抵御低温有益，而且还可能会提高堇菜（*Viola verecumda*）忍耐干旱胁迫的能力（苏志孟等，2019）。徐静静等(2012)对天津盐渍化生境54种植物钙晶体的研究表明草酸钙晶体在落叶乔、灌木抵御盐分胁迫中发挥着重要作用。越来越多的文献表明，草酸钙在缓解植物逆境胁迫方面确有一定的作用。

香樟在遭受外界人工低温胁迫时，随着胁迫温度的逐步降低，草酸钙晶体的数量会逐步

减少，体积也随之变小，晶体类型也由柱状晶、方晶转转变成针晶（尤扬等，2018a）。而本研究发现，在观察视野内，在一年四个季节中均有草酸钙晶体随机分布于香樟叶肉细胞的液泡之中，并且冬季的草酸钙晶体的体积在与夏季秋季相同比例的图片中并未减小许多，以方晶、柱状晶为主，伴以少量针晶。这种情况的发生，推测可能是由于人工低温胁迫和自然降温的冬季低温胁迫有一定的差异而造成的结果。

参考文献：

BORCHERT R, 1986. Calcium acetate induces calcium uptake and formation of calcium-oxalate crystals in isolated leaflets of *Gleditsia triacanthos* L. [J]. Planta, 168: 571-578.

CHEN H, MA GL, WANG GJ, et al., 2016. Limitation of allelopathic *Cinnamomum camphora* leaf litter on nitrogen nutrition in *Capsicum annuum* and soil[J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 36(1): 106-115. [陈洪， 马光良， 王光剑， 等, 2016. 香樟凋落叶分解对辣椒及土壤氮营养的限制作用 [J]. 西北植物学报, 36(1): 106-115.]

CHEN YM, 2010. Landscape dendrology [M]. Beijng: Forestry Press of China: 371-372. [陈有民, 2010. 园林树木学 [M]. 北京: 中国林业出版社: 371-372.]

FINLEY DS, 1999. Patterns of calcium oxalate crystals in young tropical leaves: A possible role as an anti-herbivory defense [J]. Rev Biol Trop, 47: 27-31.

FRANCESCHI VR, NAKATA PA, 2005. Calcium oxalatein plant: Formation and function[J]. Ann Rev Plant Biol, 56 (1):41–71.

HUDGIN JW, KREKLING T, FRANCESCHI VR, 2003. Distribution of calcium oxalate crystals in the secondary phloem of conifers: A constitutive defense mechanism?[J]. New Phytol, 159 (3): 677–690.

LERSTEN NR, HORNER HT, 2006. Crystal macropattem development in *Prunus serotina* (Rosaceae, Prunoideae) leaves [J]. Ann Bot, 97(5): 723-729.

LI HP, 2009. Technique of microscopic plant [M]. 2nd ed. Beijing: Science Press. [李和平, 2009. 植物显微技术[M]. 2 版. 北京: 科学出版社.]

LI R, WEI J, LI TZ, et al., 2017. Effects of exogenous NO *Cinnamomum camphora* seedlings under acid-aluminum stresses [J]. J NW For Univ, 32(1): 30-36. [李茹， 韦洁， 李桃祯, 等, 2017. NO 对酸铝胁迫下香樟根系形态及叶绿素荧光特性研究 [J]. 西北林学院学报, 32(1): 30-36.]

LI YP, ZHANG LW, ZHANG JJ, et al., 2016. Cloning and expression profilling of *CcCBF* Genes

in *Cinnamomum camphora* [J]. J NE For Univ, 44(8): 34-40. [李勇鹏，张力维，张佳佳，等，2016. 香樟 *CcCBFs* 基因的克隆及表达模式 [J]. 东北林业大学学报, 44(8): 34-40.]

NAKATA PA, KOSTMAN TA, FRANCESCHI V R, 2003. Calreticulin is enriched in the crystal idioblasts of *Pistia stratiotes*[J]. Plant Physiol Biochem, 41: 425-430.

NAKATA PA, MCCOONN MM, 2003. Calcium oxalate crystal formation is not essential for growth of *Medicago truncatula*[J]. Plant Physiol Biochem, 41: 325-329.

PRYCHID CJ, RUDALLP J, 1999. Calcium oxalate crystals in monocotyledons: A review of their structure and systematicsl [J]. Ann Bot, 84(6):725-739.

SU ZM, ZHANG XM, MA L, et al., 2019. Relationship between calcium oxalate crystals and water maintenance in leaves of *Viola verecumda*[J]. Guihaia, 39(6) : 720-728. [苏志孟，张习敏，马琳，等，2019. 堇菜叶片草酸钙晶体与水分维持的关系[J]. 广西植物，39(6) :720-728.]

VOLK GM, LYNCH-HOLM VJ, KOSTMAN TA, et al., 2002. Therole of druse and raphide calcium oxalate crystals in tissue calcium regulation in *Pistia stratiotes* leaves[J]. Plant Biol, 4: 34–45.

WANG N, YAO F, YUAN ML, et al., 2014. Analysis on cold tolerance of five camphor tree species during the natural drop in temperature process[J]. J Henan Agric Univ, 48(3):302-309.[王宁，姚方，袁美丽，等，2014. 自然降温过程中 5 种樟树的抗寒性分析[J]. 河南农业大学学报，48(3): 302-309.]

XU JJ, CI HC, HE XD, et al., 2012. The calcium crystals and calcium component characteristics of 54 plants in salinization habitat in Tianjin[J]. Chin J Appl Ecol, 23(5) : 1247-1253．[徐静静，慈华聪，何兴东，等，2012. 天津盐泽化生境54种植物钙晶体与钙组分特征[J]. 应用生态学报, 23(5) : 1247-1253．]

YAN QD, SU PX, 2006. Crystal idioblasts in plant: A review of their structure and function[J]. Plant Physiol Comm, 42(4): 761-766 .[严巧娣， 苏培玺, 2006. 植物含晶细胞的结构与功能[J]. 植物生理学通讯, 42(4): 761-766.]

YOU Y, CHEN SJ, ZHANG XY, et al., 2018a. Effects of low temperature on the mesophyal crystal idioblasts and lysosomes of *Cinnamomum camphora*[J]. Plant Physiol J, 54(7): 1239-1244. [尤扬，陈仕均，张晓云，等，2018a. 低温对香樟叶肉含晶细胞和溶酶体的影响[J]. 植物生理学报, 54(7): 1239-1244.]

YOU Y, JIA WQ, ZHANG XY, et al., 2018b. Effect of low-temperature stress on the

ultrasturcture of mesophyll cells in *Cinnamomum camphore*[J]. J Chin Electr Microsc Soc, 37(3): 282–288.[尤扬，贾文庆，张晓云，等，2018b. 低温胁迫对香樟叶肉细胞超微结构的影响[J]. 电子显微学报, 37 (3): 282–288.]

YOU Y, YUAN ZL, WU RS, et al., 2009. Effect on spraying leaves with PPP_{333} on cold resistance in sapling of *Cinnamomum camphora*[J]. Henan Sci, 27 (2):169-171.[尤扬， 袁志良， 吴荣升， 等，2009. 叶面喷施 PP_{333} 对香樟幼树抗寒性的影响[J]. 河南科学，27(2): 169-171.]